www.unal.edu.co/icn/publicaciones/caldasia.htm Caldasia 29(2):397-412. 2007

DENSIDAD Y BIOMASA DE MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS DERIVANTES EN UNA QUEBRADA TROPICAL DE MONTAÑA (BOGOTÁ, COLOMBIA)

Density and biomass of drifting aquatic macroinvertebrates in a tropical mountain creek at Bogotá, Colombia

Javier Rodríguez-Barrios
Universidad del Magdalena, Santa Marta, D.T.C.H. jarodriguezba@gmail.com

Rodulfo Ospina-Torres
Laboratorio de Invertebrados Acuáticos, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C. rospinat@unal.edu.co

Juan David Gutiérrez
Universidad Pontificia Bolivariana, Seccional Bucaramanga. juandavidgutier@gmail.com

Hernando Ovalle
Laboratorio de Invertebrados Acuáticos, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C. dracontos@gmail.com

RESUMEN

Se estimó la variación en la densidad de deriva de macroinvertebrados acuáticos y su aporte de materia orgánica en términos de biomasa de diferentes estados inmaduros e imagos, en un tramo de una quebrada tropical de montaña ubicada en los cerros orientales de Bogotá – Colombia y durante eventos de altas y bajas precipitaciones. Se colectó un total de 96 taxones de los cuales el más abundante fue *Simulium* con 194 individuos (abundancia total). La densidad de deriva al igual que el aporte de biomasa de los macroinvertebrados acuáticos, fue mayor durante el período de bajas precipitaciones. Los dípteros (quironómidos) y los ácaros presentaron la mayor densidad de deriva mientras que los tricópteros (*Triplectides*) aportaron las mayores biomasas a la deriva. En la escala temporal de un día, no se presentaron diferencias en la densidad y la biomasa en la deriva entre el día y la noche.

Palabras clave. Macroinvertebrados, deriva, biomasa, quebradas tropicales de montaña.

ABSTRACT

The variation of drift density of aquatic macroinvertebrates and biomass contribution of different immature and imagos stages were estimate on a stream segment of a first order tropical stream in Eastern hills of Bogotá – Colombia, during high and low rainfall periods. A total of 96 taxa were collected; *Simulium* was the most abundant with 194 individuals (total abundance). Drift density and biomass contributions, were greater during the dry period. Dipterans (chironomids) and mites showed the mayor drift density; trichopterans (*Triplectides*) showed the greater biomasses to the drift. Significant differences in diel drift pattern between the day and the night (K-S=1.86, p=0.002, n=185), but not in biomass contribution in drift, were observed.

Key words. Macroinvertebrates, drift, Biomass, tropical mountain stream

INTRODUCCIÓN

El flujo de energía y la circulación de materiales son procesos paralelos e igualmente importantes dentro del funcionamiento de los ecosistemas lóticos (Allan 1995). Estos procesos se encuentran afectados por la interacción bosque-río en cuanto al aporte de materia orgánica (MO) de la zona riparia al río. Una fracción importante de esta MO está representada por los macroinvertebrados transportados y puede expresarse tanto en términos de biomasa de organismos vivos como de densidad de deriva en relación con el caudal.

La deriva de macroinvertebrados acuáticos (transporte de MO viva), es definida por Waters (1972) como el transporte de organismos mayores a 0.30 mm aguas abajo. Dendy (1944) aparentemente fue el primero en expresar el concepto de deriva biológica como un proceso normal que se presenta, aun cuando el flujo o la velocidad sean bajos. El patrón de deriva exhibido por estos organismos a lo largo de un ciclo diario muestra mayor intensidad durante la noche, posterior a la caída del sol y disminuye a la salida del mismo (Brittain & Eikeland 1988, Quiñónez *et al.* 1998). Estudios en ríos de montañas tropicales han demostrado que la densidad de deriva y el aporte de biomasa de macroinvertebrados presentan una mayor magnitud durante la noche debido a que en este período se reduce la presión de los depredadores visuales como peces (Flecker 1992, March *et al.* 1998, Ramírez & Pringle 2001), lo cual muestra relación con lo que sucede en zonas templadas (Waters 1972) en donde se exhibe una periodicidad diaria usualmente relacionada con la depredación por peces y comportamiento de forrajeo del detrito transportado aguas abajo. Este transporte de macroinvertebrados en deriva presenta un patrón anual debido a la variación en el ciclo de vida de las especies, la densidad de estos organismos y cambios estacionales en la temperatura del agua y velocidad de la corriente (Hildebrand 1974).

Estudios recientes consideran a la deriva como un fenómeno complejo, ya que no se tiene una completa claridad sobre los procesos que promueven a los invertebrados acuáticos a moverse aguas abajo (Allan 1995). La complejidad de este fenómeno es influenciada por factores abióticos (ej. velocidad, caudal, química del agua, temperatura y fotoperíodo) y bióticos (ej. densidad de las poblaciones bénticas, recurso alimenticio, depredación y competencia) como lo mencionan Hieber *et al.* (2003). Statzner *et al.* (1984) quienes sugieren que la deriva de un organismo es influenciada por una organización jerárquica de los factores anteriormente mencionados. De acuerdo con Bishop & Hynes (1969), el ingreso de los macroinvertebrados a la deriva se debe a varios factores, incluidos los disturbios en el sedimento del lecho de las quebradas. Se ha demostrado que el proceso de deriva habilita a estos organismos para escapar de condiciones desfavorables, debido a presiones por depredación (Brittain & Eikeland 1988).

El proceso de deriva visto como un mecanismo de transporte y migración, ha sido un aspecto importante en estudios de fragmentación de ecosistemas riparios neotropicales, debido a disturbios ocasionados por el hombre que interrumpen el patrón cíclico de estos eventos en la movilización de especies como los crustáceos, que migran de las cabeceras hasta la desembocadura de los ríos como parte de su ciclo de vida (March *et al.* 1998).

La deriva de estos insectos se convierte en un componente importante para el equilibrio de otros niveles tróficos en las quebradas, especialmente para los peces (Elliot 1967, Allan 1995). Romero *et al.* (2005) encontraron que la biomasa en deriva de macroinvertebrados acuáticos y terrestres, se convierten en la mayor fuente de alimento para especies de truchas, Robinson *et al.* (2002) encuentran que esta biomasa también se ve afectada por el régimen de descarga en quebradas de las costas de Oregon (E.U.A.). La deriva de insectos acuáticos ha sido comúnmente separada del transporte de MO en todas sus formas, aunque ambos componentes muestran relación debido a que subsidian niveles tróficos superiores como las poblaciones de peces (Humphries 2002*,* Richardson *et al.* 2005).

En la Región Neotropical se destacan los trabajos de Ramírez & Pringle (2001) quienes reportaron una tendencia (aunque no significativa) en el incremento de la densidad de deriva para períodos de alta precipitación, reflejando de esta manera la condición tropical que caracteriza a quebradas como La Vieja (sitio en el cual se desarrolló el estudio), que presentan una relativa estabilidad en cuanto a factores que promueven cambios drásticos en los procesos de deriva tales como la intensidad de la radiación solar, la temperatura anual y el caudal, como resultado de la ausencia de una estacionalidad climática similar a la de las regiones templadas.

El objetivo del presente estudio consistió en establecer la variación en la densidad y la biomasa de diferentes estados inmaduros de macroinvertebrados acuáticos en la deriva a escala de tramo en una pequeña quebrada tropical de montaña, durante períodos de altas y bajas precipitaciones. De esta forma, se pretende probar la hipótesis de que las condiciones tropicales de este tipo de ecosistemas, reflejadas en un patrón de poca variación del caudal, no ejercen un efecto significativo en la movilización de macroinvertebrados en la deriva a lo largo de períodos de altas y bajas precipitaciones.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El estudio se realizó en un tramo de la quebrada La Vieja (área de captación: 4.1 km^2), la cual se encuentra ubicada en la zona Nor-Oriental de la ciudad de Bogotá (74°08' W, 4°36' N). En dicha quebrada, las condiciones físicas corresponden a las de un río de montaña con una altura máxima de 3300 m.s.n.m y una altura mínima de 2690 m.s.n.m y una cobertura boscosa continua, constituida por una mezcla de especies nativas e introducidas. Esta quebrada, se caracteriza por presentar una alta humedad (humedad relativa promedio de 85%) con una distribución bimodal de las lluvias (precipitación media anual de 1100 mm). Las oscilaciones climáticas a lo largo del día, se deben al desplazamiento de las nubes y ascenso de neblina, ocasionando variaciones repentinas y pronunciadas de la humedad relativa (Gutiérrez, 2006).

Esta quebrada se encuentra caracterizada por condiciones tropicales de una temperatura del agua relativamente constante a lo largo del año (promedio de 14 ºC) y un caudal poco variable (caudal medio es de 15.6 ls^{-1}) producto de una cuenca pequeña y encañonada (Gutiérrez 2006). Todos los suelos de la quebrada son ácidos, pobres en nutrientes, con altos contenidos de aluminio e hidrógeno, y de baja fertilidad, pero con un buen desarrollo de vegetación (Vargas 2003).

Toma de datos

Se seleccionó un tramo de 30 metros de pendiente leve, cubierto por vegetación riparia. El sitio de trabajo fue definido de acuerdo al criterio de suficiente heterogeneidad microgeomorfológica (sensu Frissell *et al.* 1986) con el sistema de rápidos y remansos desarrollado por Dunne & Leopold (1978), el cual corresponde a un tramo de la quebrada que se caracteriza por presentar un conjunto de rápidos y remansos (mínimo tres de cada uno).

Se realizaron 10 muestreos entre abril y agosto de 2005 (dos campañas por mes), abarcando un período de altas y bajas precipitaciones (Figura 1A). Los muestreos fueron desarrollados entre el 6 de abril y 28 de agosto de 2005. Las muestras fueron colectadas en cuatro redes de deriva que presentaban un tamaño ajustado a la altura de la columna de agua para condiciones de flujo normal (área de captura de la red: 0.16m^{-2}, ojo de malla: 250 µm). Durante cada campaña de muestreo las trampas fueron expuestas durante 12 hr en el día y 12 h durante la noche, hasta completar un ciclo de 24 hr. Esto impedía la colmatación de las trampas y el análisis de la variación día - noche de la densidad y biomasa en la deriva. La velocidad de la corriente para cada trampa fue determinada utilizando un correntómetro TS 1001. Las muestras fueron colectadas en bolsas de calibre grueso y preservadas en alcohol al 90%.

En el laboratorio los macroinvertebrados fueron identificados al nivel de género para la gran mayoría de los morfotipos (subfamilia en el caso de los quironómidos y suborden en el caso de los ácaros). La clave de géneros utilizadas fueron: Ephemeroptera (Domiguez et al. 2001, Muñoz & Ospina 1999), Trichoptera (Angrisano & Korob 2001), Chironomidae (Ospina *et al* 1999), para los restante taxa se utilizó la clave de Merrit & Cummins (1996). La densidad de deriva de la población de macroinvertebrados acuáticos fue calculada dividiendo el número de estos organismos en cada muestra por el volumen de agua que pasó en las redes de deriva, de acuerdo con la ecuación de Smok (1996).

$D = (Ab)/(T.V.A)$

D es la densidad de la población de macroinvertebrados derivantes, (Ind. m^{-3}), Ab corresponde a la abundancia de la población de derivantes, T es el tiempo de exposición de la red, V es la velocidad de la corriente en la boca de la red (m/s) y A representa el área sumergida de la red en m^{2}.

La biomasa de macroinvertebrados acuáticos fue calculada en términos de mg.m^{-3} haciendo uso de curvas de regresión longitud-peso desarrolladas por Smok (1980), Benke *et al.* (1999), Baumgärtner & Rothaupt (2003) y Cressa (1999), tomando medidas de la longitud total y el ancho de la cabeza, para cada individuo con la ayuda de un micrómetro óptico. Fue necesario realizar este procedimiento debido a que la mayoría de los individuos colectados en a deriva correspondían a estadíos larvales iniciales y su tamaño era muy pequeño, dificultando cuantificar a biomasa por el método tradicional que consiste en secar y pesar los individuos. La biomasa en deriva fue calculada de acuerdo con la ecuación modificada de Smok (1996):

$D = (g)/(T.C)$

D = biomasa en deriva de macroinvertebrados (g de Macroinvert. x m^{-3}), g = gramos de macroinvertebrados acuáticos, T = Tiempo de exposición de la red (s), C = Caudal que pasa en la boca de la red (m^{-3}.s).

Precipitación y caudales

Los datos diarios de la precipitación y el caudal fueron obtenidos de una estación hidrométrica ubicada a 500 m del tramo estudiado y a una altura de 2910 m. Aunque los datos de precipitación y caudal, se registraron con una resolución diaria, se hará referencia a los valores de la intensidad de la precipitación y del caudal promedio para los 10 días anteriores a las fechas de muestreo, debido a que en cuencas pequeñas como la quebrada La Vieja, la cual presenta pocos eventos de máxima precipitación, los incrementos del caudal obedecen más a la saturación del suelo de la cuenca por efecto de precipitaciones acumuladas en días anteriores que a un solo evento de precipitación (Larrota *com. pers*).

Análisis estadístico

Previo al desarrollo de las pruebas estadísticas, se probaron los supuestos de normalidad (bondad de ajuste de Kolmogorov-Smirnov=K-S) y homogeneidad de varianza (prueba de Bartlett) para los datos correspondientes a los 10 muestreos, mostrando un comportamiento aleatorio de las variables, pero los supuestos de normalidad y homogeneidad resultaron no ser cumplidos en la gran mayoría de los casos, por lo que todo el análisis estadístico fue hecho con base en pruebas no paramétricas. La prueba Kruskal-Wallis (K-W), fue utilizada para buscar diferencias entre las variables: densidad de deriva de macroinvertebrados acuáticos en términos de abundancia por género y biomasa con el valor de caudal para cada muestreo. La prueba K-S fue utilizada para comparar los valores de deriva durante el día y la noche. Finalmente se empleó la prueba de rangos de Spearman (r_s) para evaluar el grado de asociación entre las variables: densidad de deriva de macroinvertebrados y la biomasa derivante con el caudal promedio correspondiente a cada muestreo. El paquete estadístico utilizado fue el Statgraphics versión 4.0.

RESULTADOS

Patrón hidroclimático

En términos generales durante la mayoría de los muestreos se presentó un régimen de precipitación y caudal constantes con bajos valores, pero con eventos puntuales de máxima precipitación que se tradujeron en incrementos significativos de la descarga (Figura 1).

Los valores de precipitación durante los diez días previos al muestreo 1 (M1) correspondieron a un período de baja precipitación, manifestándose en un caudal bajo (C1) de 12.5 $l.s^{-1}$. El Muestreo 2 (M2) representó un período de aguas con caudal medio, con una precipitación promedio baja, un día antes de realizar este muestreo se registró una precipitación de 34.1 mm, que correspondió a un valor medio del caudal con un valor promedio de 27 $l.s^{-1}$. El periodo de mayor caudal correspondió al Muestreo 3(M3) y Muestreo 4 (M4), en el M3 se presentó el mayor registró de precipitación (139 mm d^{-1}) simultáneo al mayor registro de caudal en los últimos 11 años (120 $l.s^{-1}$), igualmente en M4 se presentó un valor máximo de precipitación de 76 mm d^{-1} y una descarga promedio de 38 $l.s^{-1}$, el cual supera el mayor registro reportado para el año 2004. El promedio de en estos dos muestreos fueron significativamente mayores en comparación con los demás (K-W=82.18, $p<0.01$, n=120 y K-W=3.02, $p<0.05$, n=121 respectivamente). Finalmente durante Muestreo 5 (M5) hasta Muestreo 10 (M10) los valores de precipitación no superaron los 12.5 $mm.d^{-1}$ con un caudal promedio de 12.45 $l.s^{-1}$, correspondiendo a un período de bajo caudal (Figuras 1A y 1B).

Abundancia y riqueza de taxones

Durante las diez campañas de muestreo se colectaron 1070 individuos distribuidos en 96 taxones de macroinvertebrados, los cuales aportaron una biomasa total de 320 mg (MO libre de humedad calculada mediante las curvas de regresión longitud-peso). El género más abundante fue *Simulium* con 194 individuos (promedio por muestreo: 3.24 ± 2.36) seguido de los miembros de la subfamilia Orthocladiinae (Chironomidae) con 180 (promedio: 4.62± 5.69) e Hydracarina con 95 individuos (promedio: 3.52 ±3.53) (Figura 2). Los muestreos con mayor abundancia fueron M2, M4 y muestreo 8(M8) con 120, 169 y 138 individuos respectivamente. M5 y M8 con 8 individuos, fueron los muestreos con menor valor de abundancia.

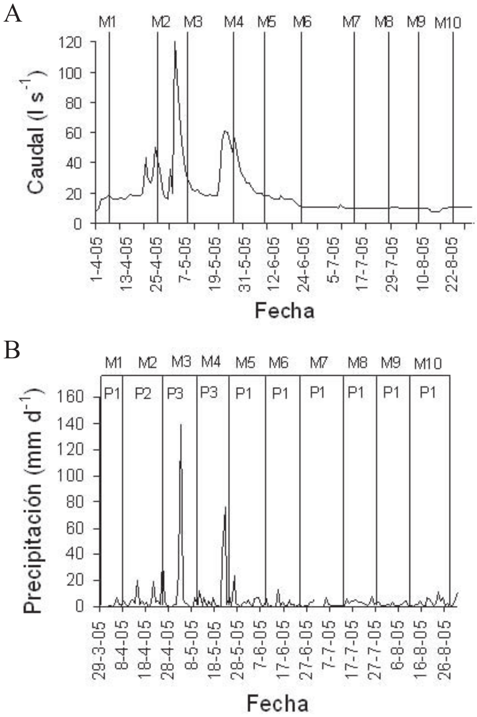

Figura 1. (A) Precipitación diaria y fechas de muestreo (M1 = muestreo 1, M2 = muestreo 2, etc.). (B) Caudal diario y fechas de muestreo en la Quebrada La Vieja (P1 = precipitación baja, P2 = precipitación intermedia y P3 = precipitación alta). *Fuente: Acueducto de Bogotá, 2006.*

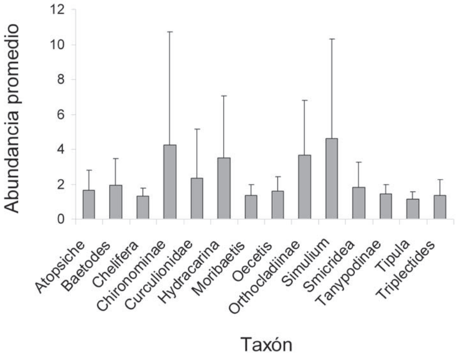

Figura 2. Abundancia promedio para los taxones más numerosos que fueron reportados durante las diez compañas de muestreo. Las barras representan la magnitud promedio de la abundancia y las líneas acotadas 1 desviación estándar.

Densidad de deriva

La densidad de deriva de macroinvertebrados para las 10 campañas de muestreo fue de 1.14 (±5.56) Ind.m^{-3}. Se presentó una diferencia significativa entre la densidad de deriva durante los muestreos desarrollados durante el período de alta y baja precipitación (K-W=22.56, $p<0.01$, n=37), con valores de 1.83 (promedio mensual: 0.01 ±0.015) Ind.m^{-3} y 10.51 (promedio mensual: 0.03 ±0.04) Ind. m^{-3} respectivamente. Así mismo, se presentó una asociación estadística negativa entre la deriva de macroinvertebrados y la magnitud del caudal en las 10 campañas (r_s=-0.56, $p<0.01$, n=74).

Los valores más altos en la densidad de deriva se presentaron durante muestreo 9(M9), dominado por ácaros y dipteros, seguido de M8 y M10, correspondientes al período de bajo caudal (Figura 1). El valor más bajo de este parámetro se presentó durante M5, correspondiente al período posterior a los eventos de alto caudal e inicio del descenso de caudal (Tabla 1).

La densidad de deriva fue dominada por los dípteros con un valor total (diez muestreos) de 5.11 (promedio mensual: 0.027 ± 0.29) Ind.m^{-3} correspondiente al 43.1% de la deriva total, seguidos por los ácaros quienes presentaron un valor de 4.73 (promedio mensual: 0.02 ± 0.01) Ind.m^{-3} correspondiente al 38.3% de la deriva total y los tricópteros con un valor de 1.38 (promedio mensual: 0.015 ± 0.014) Ind.m^{-3} aportando el 11.2% de los macroinvertebrados en deriva (Figura 3).

La presencia de los taxones derivantes fue homogénea a lo largo de los diferentes muestreos, a excepción de Muestreo 7 (M7) en donde no se presentaron tricópteros ni efemerópteros (Figura 3). Otros taxones presentaron menor importancia en la deriva, debido a su alta heterogeneidad y baja densidad. Entre ellos se encuentran los crustáceos, gastrópodos, odonatos y plecópteros (Tabla 1). En la época de baja precipitación, se presentó un patrón en el incremento de la densidad de deriva para los dípteros, tricópteros, y efemerópteros. Los ácaros mostraron un patrón diferente, debido a que durante M1 y M10 los valores en la densidad de deriva fueron similares a los registrados durante el período de alta precipitación (Figura 3).

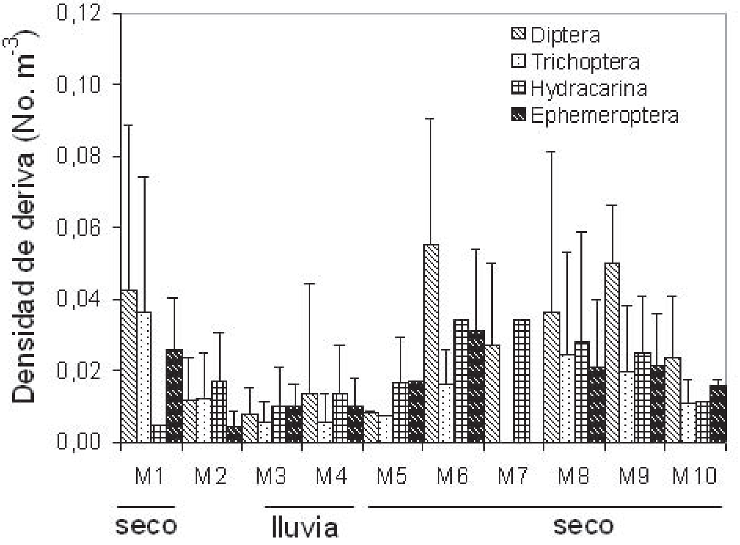

Figura 3. Densidad promedio de deriva de macroinvertebrados acuáticos durante las diez campañas de muestreo. Las barras representan la magnitud promedio de la densidad de deriva y las líneas acotadas 1 desviación estándar.

Tabla 1. Densidad de deriva (Ind.m^{-3}) durante las diez campañas de muestreo.

	M1	**M2**	**M3**	**M4**	**M5**	**M6**	**M7**	**M8**	**M9**	**M10**
Acarinana	0.020	0.052	0.040	0.082	0.033	0.034	0.034	1.476	2.947	0.011
Coleoptera	0.082	0.032	0.022	0.073	0	0.051	0.017	0.026	0.012	0.015
Crustacea	0	0	0	0	0	0.017	0	0	0	0
Diptera	0.512	0.327	0.113	0.344	0.041	0.721	0.271	0.910	1.203	0.663
Ephemeroptera	0.078	0.027	0.030	0.020	0.017	0.155	0	0.125	0.108	0.117
Gastropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0.014	0
Lepidoptera	0.001	0	0.008	0.006	0	0.014	0	0	0.021	0.015
Odonata	0.010	0.009	0	0	0	0	0	0.017	0	0
Plecoptera	0	0	0	0	0	0	0	0.005	0	0
Trichoptera	0.403	0.148	0.035	0.051	0.008	0.097	0	0.272	0.236	0.133
TOTALES	1.106	0.595	0.247	0.577	0.099	1.091	0.323	2.831	4.540	0.954
PERÍODO	Baja	Intermedio	Alta	Alta	Baja	Baja	Baja	Baja	Baja	Baja

Baja = Periodo de baja precipitación, Intermedio: Periodo entre baja y alta precipitación, Alta = Periodo de ala precipitación

Los quironómidos correspondieron al taxón con mayor valor en la densidad de deriva (4.83 Ind.m^{-3}, 40% de la deriva total) seguido de los hydracarinos con un valor de 3.25 Ind.m^{-3} (26.3% de la deriva total) y los simúlidos (2.34 Ind.m^{-3}, 19% de la deriva total).

Aporte de Biomasa

La biomasa de los macroinvertebrados derivantes para las diez campañas de muestreo fue de 5.91 (promedio mensual: 0.013 ±0.05) mg.m^{-3} mostrando una tendencia similar a lo ocurrido con la densidad de deriva de macroinvertebrados (r_s=-0.46, p<0.01, n=74), es decir que el mayor aporte de biomasa se dio durante el período de bajas precipitaciones con un valor de 5.67 (promedio: 0.007 ±0.02) mg.m^{-3}, estadísticamente diferente al período de alta precipitación que presentó un valor de 0.24 (promedio: 0.007 ±0.02) mg.m^{-3} (K-W=26.95, p<0.01, n=37). Así, la asociación entre la biomasa y la magnitud del caudal para períodos de alta y baja precipitación, aunque fue negativa, presentó un valor bajo de correlación (r_s=-0.35, p<0.01, n=376). Esto se debe al patrón atípico que presentaron algunos taxones como los Ácaros, los cuales mostraron incrementos de biomasa durante M4, en comparación con otros períodos en la época seca. Los efemerópteros presentaron un valor bajo en M10 y los tricópteros aportaron poca biomasa durante el período baja precipitación correspondiente a M5 y Muestreo 6 (M6) (Figura 4). Al comparar estos datos con los valores de densidad de deriva, se observa que durante los muestreos atípicos mencionados, los taxones presentaron tamaños pequeños, disminuyendo en consecuencia su aporte de biomasa para este periodo. De esta manera se observa que en M6, aunque existe una alta densidad de deriva, los valores de biomasa fueron muy bajos, a excepción de los Efemerópteros (Figuras 3 y 4).

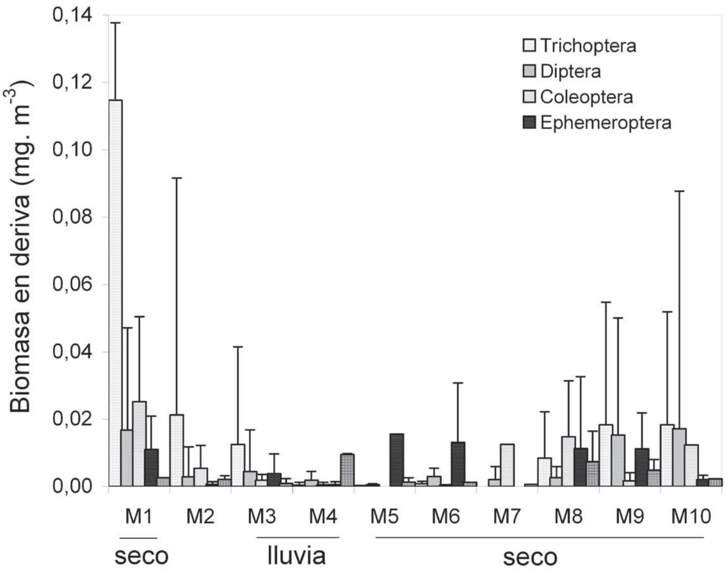

Figura 4. Biomasa promedio de macroinvertebrados acuáticos derivantes durante las diez campañas de muestreo. Las barras representan la magnitud promedio de la biomasa en deriva y las líneas acotadas 1 desviación estándar.

Tabla 2. Biomasa en deriva de macroinvertebrados acuáticos (mg.m^{-3}) durante las diez campañas de muestreo.

	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10
N	53	100	121	69	12	78	47	137	128	100
Acarina	0.003	0.006	0.004	0.004	0.003	0.001	0.001	0.015	0.029	0.002
Coleoptera	0.151	0.022	0.011	0.004	0	0.001	0.017	0.044	0.003	0.025
Crustacea	0	0	0	0	0	0.007	0	0	0	0
Diptera	0.201	0.080	0.062	0.046	0.003	0.039	0.021	0.068	0.368	0.479
Ephemeroptera	0.033	0.004	0.011	0.001	0.016	0.065	0	0.068	0.056	0.010
Gastropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lepidoptera	0.001	0	0.002	0.00025	0	0.006	0	0	0.001	0.003
Odonata	0.069	0.00012	0	0	0	0	0	0.005	0	0
Plecoptera	0	0	0	0	0	0	0	0.031	0	0
Trichoptera	1.262	0.255	0.075	0.004	0.000	0.005	0	0.093	0.220	0.219
TOTALES	1.72	0.367	0.165	0.059	0.021	0.125	0.038	0.323	0.677	0.74
PERÍODO	Baja	Intermedio	Alta	Alta	Baja	Baja	Baja	Baja	Baja	Baja

Baja = Periodo de baja precipitación, Intermedio: Periodo entre baja y alta precipitación, Alta = Periodo de ala precipitación

La biomasa transportada fue dominada por los tricópteros con un valor total de 2.13 (promedio: 0.02 ± 0.01) mg.m^{-3}, seguido por los dípteros los cuales presentaron un valor de 1.36 (promedio: 0.006 ± 0.016) mg.m^{-3} y los coleópteros con un valor de 0.27 (promedio: 0.008 ± 0.006) mg.m^{-3} (Figura 4).

Durante M1 se presentó el mayor valor de biomasa derivante debido al aporte que hicieron los Tricópteros del genero *Triplectides* durante este período (Tabla 2). M9 también presentó valores altos en el aporte de biomasa derivante y en M5 se reporta el valor más bajo. De esta manera se presenta una correspondencia entre la magnitud de los valores de densidad de deriva y la biomasa derivante.

Densidad de deriva durante el día y la noche

La densidad de deriva promedio durante el día y la noche fue de 0.023 (±0.03) Ind.m^{-3} y 0.024 (±0.024) Ind.m^{-3} respectivamente. La figura 5A muestra que durante el M1 la deriva diurna fue alta, esto debido al aporte de *Triplectides*. Aunque se presentó una tendencia a su incremento en horas de la noche, no hubo diferencias significativas entre la densidad de deriva en horas del día y durante horas de la noche (K-S=2.13, p=0.14, n=74).

Dípteros representados por simulidos, tipulidos y quironómidos (Orthocladiinae), al igual que los efemerópteros (*Moribaetis*) y tricópteros como *Atopsiche*, mostraron una tendencia a derivar en horas de la noche. Otros tricópteros representados por los taxones *Triplectides* y *Smicridea*, y ácaros, presentaron un patrón inverso debido a su periodicidad diurna (Figura 5B), aunque las diferencias encontradas no fueron significativas (p>0.05).

Biomasa derivante durante el día y la noche

La biomasa promedio de macroinvertebrados acuáticos derivantes durante el día y la noche fue de 0.017 (±0.04) mg.m^{-3} y 0.012 (±0.03) mg.m^{-3} respectivamente. La biomasa derivante presentó un patrón similar a lo sucedido con la densidad de deriva. De esta manera, la Figura 6A muestra que, a excepción de M1 y M10, la biomasa deriva fue baja durante el día e incrementó durante horas de la noche, aunque esta diferencia no fue significativa (K-S=1.19, p=0.11, n=74) y se presentó una asociación baja sin relevancia estadística entre los valores de la biomasa en deriva diurna y la nocturna.

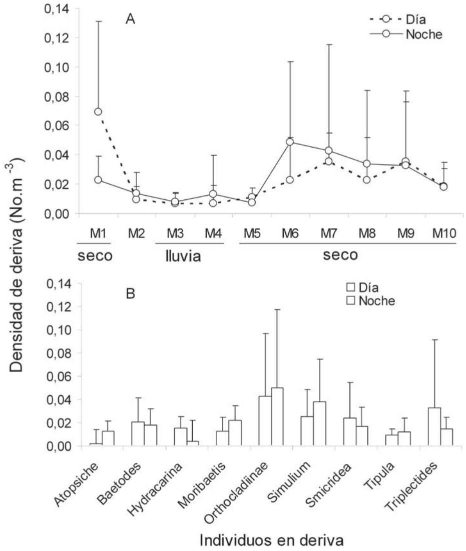

Figura 5. Periodicidad de la densidad de deriva entre el día y la noche. A, patrón de variación durante eventos de altas y bajas precipitaciones. B, Taxones de mayor importancia en la deriva. Los círculos y barras representan la magnitud promedio de la densidad de deriva y las líneas acotadas 1 desviación estándar.

Los tricópteros del género *Triplectides* dominaron por su aporte de biomasa sobre el resto de taxones derivantes. Al comparar la densidad de deriva y la biomasa derivante (Figuras 6B) se observa que los triplectidos de mayor tamaño derivaron durante horas de la noche pero su mayor densidad de deriva se presentó durante horas del día, aunque esta diferencia de tamaños no fue significativa (K-S=0.49, p=0.96, n=6). Los ortocladinos fueron los únicos taxones que exhibieron el mayor aporte de biomasa durante el día, aunque con valores atípicos que incrementaron su biomasa promedio (Figura 6B). El resto de taxones presentaron valores bajos de biomasa en comparación a los taxones mencionados anteriormente.

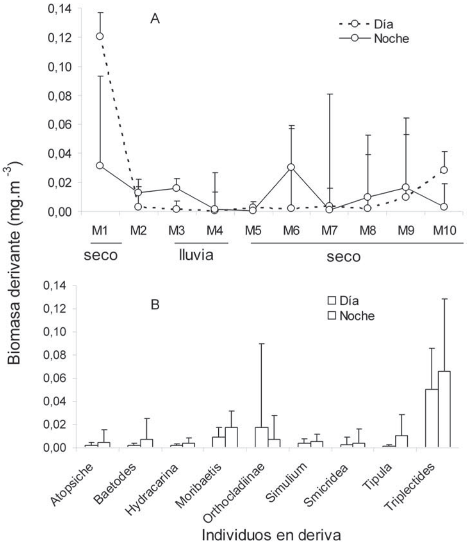

Figura 6. Aporte de biomasa de macroinvertebrados acuáticos en deriva entre el día y la noche. A, Variación durante eventos de altas y bajas precipitaciones. B, Subfamilias y géneros de mayor importancia en la deriva. Los círculos y barras representan la magnitud promedio de la biomasa en deriva y las líneas acotadas 1 desviación estándar.

DISCUSIÓN

Régimen hidroclimático y deriva

La quebrada La Vieja presentó durante el primer semestre del 2005 un régimen de caudal con valores bajos y estables en M1 y de M5 hasta M10. Así mismo, se registraron dos eventos puntuales de incremento extremo en la descarga durante el mes de mayo correspondiente a M3 y M4 y un incremento de magnitud intermedia a finales de abril, correspondiente a M2 (Figura 1B).

Este comportamiento ha sido reportado por otros estudios desarrollados en esta quebrada (Vargas 2003, Gutiérrez 2006), demostrando que se requiere de eventos extremos en la intensidad de la precipitación para producir variaciones significativas en la magnitud del caudal.

Se presentaron diferencias estadísticas y una correspondencia negativa en la densidad y la biomasa de macroinvertebrados transportados con relación a los eventos de altas y bajas precipitaciones, aunque en el caso de la biomasa esta asociación fue menos evidente. Hieber *et al.* (2003) en quebradas alpinas, Shannon *et al.* (1996) en quebradas desérticas de los Estados Unidos y Ramírez & Pringle (2001) en quebradas tropicales de Costa Rica, reportan este mismo patrón para la densidad de deriva.

March *et al.* (1998) encontraron que incrementos en la descarga no muestran un efecto significativo en la densidad de deriva de larvas de crustáceos. Sagar y Glova (1992) encontraron que la estacionalidad de la zona templada se encuentra asociada con cambios en la densidad de deriva de taxones específicos. Otros estudios han demostrado que picos de caudal máximo ocasionados por tormentas, sí generan un incremento en la deriva de macroinvertebrados (copépodos, hydracarinos, tricópteros y plecópteros) aportando mayor cantidad de biomasa por ser individuos de mayor tamaño a los que derivan durante condiciones de flujo normal (Waters 1972*,* O´Hop & Wallace 1983*,* Matzinger & Bass 1995). Según Minshall & Robinson (1998), un patrón de clima constante en el ambiente ripario, se traduce en una menor variabilidad en la dinámica de dispersión para comunidades de invertebrados acuáticos.

Cabe resaltar que las campañas de muestreo desarrolladas durante la periodo de alta precipitación, fueron realizadas cinco días después de haber iniciado los eventos máximos de incremento en caudal (Figura 1B). Durante este lapso, pudo presentarse un barrido masivo de MOP y de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos, dejando al sistema temporalmente perturbado y en proceso de recuperación, con un tiempo necesario para retomar los valores normales de abundancia, biomasa y composición en las comunidades de macroinvertbrados acuáticos. En tal sentido, sería de esperar que durante el primer día de haber iniciado estos eventos puntuales de incremento en la descarga, se generara un umbral de escorrentía suficiente para movilizar una gran cantidad de macroinvertebrados, caso en el cual se mostraría una relación positiva entre la descarga y el transporte de organismos aguas abajo. Larned (2000) reporta para quebradas templadas que un período de siete días es apropiado para estimar el transporte representativo de materiales durante períodos de creciente (postsequía), posterior a este tiempo es muy poca la materia disponible para ser movilizada. Esto también puede ocurrir para la fauna bentónica de la quebrada La Vieja y su movilización en la deriva.

Sería relevante conocer la dinámica de estas poblaciones y su respuesta ante umbrales periódicos en el régimen de descarga, para saber a ciencia cierta, si existe un umbral de escorrentía capaz de ocasionar una respuesta directa en el incremento de la deriva y cuál sería la velocidad de recuperación de estas poblaciones de macroinvertebrados. Se conoce que la recolonización después de las inundaciones es usualmente rápida en ríos con muchos refugios (Matthaei *et al.* 1998), mientras que la velocidad de la recuperación de los macroinvertebrados es relativamente lenta, en ríos con un lecho arenoso con poca estructura y pocos refugios (Fisher *et al.* 1982, Grimm & Fisher 1989). Otro aspecto que se debe resaltar es la heterogeneidad física que caracteriza al canal de la quebrada La Vieja, la cual proporciona un mosaico de hábitats (Gutiérrez 2006) para el establecimiento y dinámica de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos y sus procesos de deriva. Al respecto, Robinson *et al.* (2005) encontraron que las características heterogéneas del canal en una quebrada alpina, se convierten en el mayor limitante para la dinámica de las comunidades de insectos derivantes. Según Shearer *et al.* (2002) la variación en la densidad y biomasa de invertebrados derivantes se atribuye a la distribución heterogénea de estos individuos en el bentos.

Abundancia y riqueza de taxones

La abundancia de macroinvertebrados acuáticos en la deriva para los 10 muestreos fue de 842 individuos, lo cual representa un valor relativamente bajo en comparación con otros estudios. Rodríguez *et al.* (2007) encontraron en un río de primer y segundo orden una abundancia de 1.012 individuos. O´Hop & Wallace (1983) reportan para quebradas de los Apalaches de Estados Unidos, una abundancia de 1870 individuos sólo para el mes de junio, aunque Matzinger & Bass (1994) reportan para quebradas de Oklahoma un valor de abundancia de 44 individuos.

El valor de riqueza correspondiente a 96 taxones, fue superior a lo encontrado por Gutiérrez (2006) quien colectó 82 taxones en la comunidad béntica de la quebrada La Vieja, similar a lo reportado por March *et al.* (1998) en quebradas del pacífico en Micronesia, quienes encontraron mayor riqueza en la deriva que en el bentos. Esto puede se explicado debido a que el esfuerzo y área de captura de las trampas de deriva es mucho mayor en comparación al desarrollo metodólogico planteado por Gutiérrez, aunque Matzinger & Bass (1994) reportan un valor de riqueza de 174 especies, similar a lo reportado por Romero *et al.* (2005).

Trabajos realizados por Quiñones *et al.* (1998) reportaron 68 taxones de macroinvertebrados derivantes en una quebrada ubicada en la Cordillera Central de Colombia. Hieber et al (2003) reportan hasta 10 taxones durante tres períodos estacionales en quebradas alpinas.

Densidad de deriva

La densidad de deriva de macroinvertebrados para las diez campañas de muestreo fue de 12.36 Ind.m^{-3}. Los valores reportados para este parámetro en quebradas templadas son muy variables evidenciando la multiplicidad de factores que pueden afectar este proceso. Altas densidades se han reportado en quebradas de los Alpes suizos con 400 ind.m^{-3} solo en otoño. Hieber *et al.* (2003), encontraron para quebradas glaciares, valores altos (50–300 ind.m^{-3}). Shearer *et al.* (2002) hallaron valores de 90.9 ind.m^{-3} para quebradas de Nueva Zelanda. O´Hop & Wallace (1983) y Cellot (1989) para la zona de los Apalaches en Estados Unidos han determinado valores que fluctúan entre 0.5 y 5 ind.m^{-3}. Ramírez & Pringle (2001) reportan un valor de 7.57 ind.m^{-3} en quebradas tropicales de Costa Rica, similar a lo reportado por Turcote & Harper (1982) y Fureder (1994). Quiñones *et al.* (1998) encontraron en el río Medellín 94 ind.m^{-3}.

Los quironómidos con 4.83 Ind.m^{-3} representaron el grupo dominante en la densidad de deriva (40% del total). Otros trabajos en quebradas templadas, demuestran que el aporte de quironómidos a la deriva puede ser de 58 – 100% (Hieber *et al.* 2003, Robinson *et al.* 2002). La densidad de deriva de crustáceos ha sido un elemento importante en varios estudios, debido a los procesos migratorios que estos organismos deben desarrollar durante su ciclo de vida en quebradas tropicales que desembocan al mar o en lagos (March *et al.* 1998, Ramírez & Pringle 2001). El género *Hyalella* con dos individuos fue el único representante de los Crustáceos que pudo ser colectado en la quebrada La Vieja, demostrando con ello que esta quebrada no tiene comunicación con algún tipo de sistema léntico que promueva la migración de estos individuos.

Los efemerópteros aportaron solo 0.68 Ind. m^{-3} (5.5% de la deriva total). Este grupo presenta una importancia por su alta densidad de deriva en quebradas templadas (Hieber *et al.* 2003, Robinson *et al.* 2002). Shearer *et al.* (2002) encontraron en quebradas de Nueva Zelanda que los efemerópteros fueron el grupo dominante en la deriva con una densidad de 45.9 Ind.m^{-3}.

Biomasa en la deriva

En la Quebrada La Vieja el aporte promedio de biomasa por parte de los macroinvertebrados acuáticos fue 2.69 mg.m^{-3}, correspondiente al 0.17 % de valor Promedio de MO total transportada: 1535.6 mg.m^{-3} (Rodríguez 2006). En LOS Alpes Suizos Robinson *et al.* (2002), determinaron valores promedio de biomasa de invertebrados en deriva cercanos, entre 3 y 4 mg.m^{-3}, en dicho trabajo el mayor aporte se da por los instares tardíos de quironómidos. Asi mismo, Shearer *et al.* (2002) en un río de Nueva Zelanda encontraron valores promedio de biomasa 3 mg.m^{-3}.

La biomasa transportada fue dominada por los tricópteros con un valor total de 2.13 (promedio: 0.02 ± 0.01) mg.m^{-3}, seguido por los dípteros los cuales presentaron un valor de 1.36 (promedio: 0.006 ± 0.016) mg.m^{-3}, fueron los más abundantes pero de tamaño pequeño, similar a lo reportado por Shearer *et al.* (2002).

Tendencia día - noche

En una quebrada de montaña como La Vieja, la densidad de deriva de macroinvertebrados acuáticos y su aporte de biomasa, no presentaron una tendencia significativa a incrementar durante horas de la noche, debido a valores muy altos de deriva diurna durante M1 y M6. Estos resultados muestran relación con los reportes en otras quebradas donde la ausencia de una periodicidad diaria es atribuida al incremento en la altitud (Pringle & Ramírez 1998, Hieber *et al.* 2003, March *et al.* 1998).

En este estudio el conjunto de los macroinvertebrados no presentó una tendencia generalizada a derivar durante el día o la noche. Algunos taxónes como los dípteros *Simulium* y los quironómidos, al igual que los efemerópteros *Moribaetis* y tricópteros como *Atopsiche*, mostraron una tendencia a derivar en horas de la noche (Figura 5B). Tricópteros (*Triplectides* y *Smicridea*) y ácaros, presentaron un patrón inverso en la deriva. La densidad de deriva nocturna para quebradas de tierras bajas ha sido observada principalmente para Ephemeroptera, Simuliidae, Trichoptera, Plecoptera y Gammaridae (Allan 1984, Waringer 1992). Varios estudios han demostrado que los quironómidos son aperiódicos (Waters, 1972, Skiner, 1985). Algunos estudios con quironómidos se han sido desarrollados a nivel de especie, mostrando que a este nivel de resolución taxonómica se presentan diferentes patrones en la preferencia de algunas especies por derivar en horas de la noche y otras por preferir la mañana (Ferrington 1984, Tilley 1989). Por su parte, March *et al.* (2003) reportan que los quironómidos sí presentan una preferencia nocturna en su densidad de deriva.

La preferencia día - noche en la deriva también ha sido relacionada con el tamaño y estado larval de los invertebrados, presentándose una tendencia de que individuos de mayor talla tienden a derivar durante la noche (Waters 1972). Para el presente estudio se colectaron individuos de mayor tamaño que los reportados por otros autores en regiones templadas (Allan 1984, Hieber *et al.* 2003) aunque no hubo una asociación significativa en la cual, organismos de mayor tamaño presentaran una mayor frecuencia de deriva para horas de la noche (r_s= 0.25, p>0.05, n=115). El tamaño promedio fue de 3.5 (±0.4) mm (Figura 7). Hieber *et al.* (2003) encontraron que el 70% de los individuos en deriva presentaron un tamaño de 3 mm.

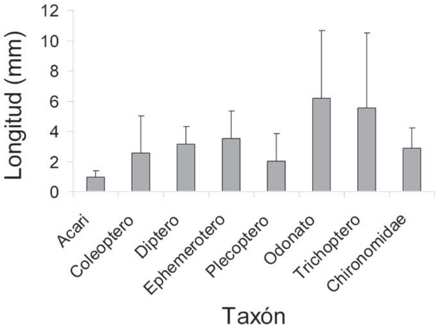

Figura 7. Longitud promedio del cuerpo para los órdenes de macroinvertebrados colectados en la deriva. Las barras representan la magnitud promedio de la longitud y las líneas acotadas 1 desviación estándar.

Otro aspecto relevante en la tendencia día - noche de la deriva es la adaptación anti-depredadora de los macroinvertebrados acuáticos (Allan 1995). Este aspecto ha sido un factor clave para que los procesos de deriva presenten una periodicidad marcada en horas de la noche, como mecanismo de defensa anti-depredadores visuales como los peces (Waters 1972*,* Flecker 1992*,* Huhta *et al.* 2000). Flecker (1992) trabajó en ríos de montaña de Venezuela y encontró que los procesos de deriva presentan una periodicidad marcada con incrementos durante la noche en ríos que históricamente presentan depredadores nativos y una aperiodicidad marcada en ríos que carecen de depredadores nativos. Probablemente éste sea un factor importante que defina el patrón aperiódico de la deriva en la quebrada La Vieja, la cual presenta un porcentaje moderado de depredadores como macroinvertebrados (Gutiérrez 2006) y una sola especie de pez de hábito carnivoro correspondiente a *Trichomycterus bogotense* (Dahl 1971).

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Laboratorio de Invertebrados Acuáticos de la Universidad Nacional de Colombia y a todos sus miembros, por su apoyo en el desarrollo exitoso del presente trabajo tanto en la fase de campo como en la de laboratorio y el procesamiento de datos. Agradecimientos a la Empresa de Acueducto de Bogotá por facilitarnos el acceso a la quebrada La Vieja y los datos de precipitación y caudales diarios.

LITERATURA CITADA

ALLAN, J.D. 1984. The size composition of invertebrate drift in a Rocky Mountain (Colorado, USA) stream. Oikos 43: 68-76.

ALLAN, J.D. 1995. Stream Ecology, Estructure and funtion of running waters. Edit. Chatman & Hall. 388 p.

ANGRISANO, E.B & P.G. KOROB. 2001. Trichoptera. Págs. 55-93 en H.R. Fernández & E. Domínguez (Ed.), Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos. Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán.

BAUMGÄRTNER, D. & K.O. ROTHHAUPT, 2003. Predictive Length–Dry Mass Regressions for Freshwater Invertebrates in a Pre-Alpine Lake Littoral. Internat. Rev. Hydrobiol. 88(5):453-463.

BENKE, A.C., A.D. HURYN, L.A. SMOCK & J.B. WALLACE. 1999. Length-mass relationships for freshwater macroinvertebrates in North America with particular reference to the southeasten United States. J. N. Am. Benthol. Soc. 18(3):308-343.

BISHOP, J.E. & H.B. HYNES. 1969. Downstream drift of the inverte- brate fauna in a stream ecosystem. Arch Hydrobiol 66:56±90.

BRITTAIN, J.E. & T.J. EIKELAND. 1988. Invertebrate drift - A review. Hydrobiologia 166:77-93.

CELLOT, B. 1989. Macroinvertebrate movements in a large European river. Freshwater Biology 22:45–55.

CRESSA, C. 1999. Dry mass estimates of some tropical aquatic insects. Rev. Biol. Trop. 47 (1-2):133-141.

DAHL, G. 1971. Los peces del norte de Colombia. Bogotá, INDERENA. 391 pp.

Dendy, J.S. 1944. The fate of animals in stream drift when carried into lakes. Ecological Monogreaphs 14: 333-357.

Domínguez, E., M.D. Hubbard, M.L. Pescador & C. Molineri. 2001. Ephemeroptera. Págs. 17-53 en H.R. Fernández & E. Domínguez (Ed.), Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos. Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán.

Dunne, T. & L. Leopold. 1978. Water in Environmental Planning. W.H. Freeman Co. San Francisco.

Elliot, J.M. 1967. Invertebrate drift in a Dartmoor stream. Archiv. Fur Hydrobiologie 150:207-225.

Ferrington, L.C. 1984. drift dynamics of Chironomidae larvae: 1. Preliminary results and discussion of importance of mesh size and level of taxonomic identication in resolving Chironomidae diel drift patterns. Hydrobiologia 114:215-228.

Fisher, S.G., L.J. Gray, N.B. Grimm & D.E. Busch. 1982. Temporal succession in a desert stream ecosystem following flash flooding. Ecological Monographs 52:93–110.

Flecker, A. 1992. Fish predation and the evolution of invertebrate drift periodicity: evidence from Neotropical Streams. Ecology 73(2): 438-448.

Frissell, C.A., W.J. Liss, C.E. Warren & M.D. Hurley. 1986. A hierarchical framework for stream classification: viewing streams in a watershed context. Env. Manage. 10:199-214.

Fureder, L. 1994. drift patterns in Costa Rica streams. Ph.D. Thesis, Innsbruck University, Australia.

Grimm, N.B. & S.G. Fisher. 1989. Stability of periphyton and macroinvertebrates to disturbance by flash floods in a desert stream. Journal of the North American Benthological Society 8:293–307.

Gutiérrez, J.D. 2006. Caracterización del metabolismo y de la oferta de recursos de materia orgánica para la fauna de macroinvertebrados bentónicos en una quebrada de montaña de orden menor. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C.

Hieber, M., C.T. Robinson & U. Uehlinger. 2003. Seasonal and diel patterns of invertebrate drift in different alpine stream types. Freshwater Biology 48:1078-1092.

Hildebrand, S.G. 1974. The relation of drift to benthos density and food level in an artificial stream. Limnology and Oceanography 19:951-957.

Humphries, S. 2002. dispersal in drift-prone macroinvertebrates: a case for density-independence. Freshwater Biology. 47:921-929.

Huhta, A., T. Muotka, & P. Tikkanen. 2000. Nocturnal drift of mayfly nimphs as a pos-contact antipredator machanism. Freshwater Biology 45:33-42.

Larned S.T. 2000. Dynamics of coarse riparian detritus in a hawaiian stream ecosystem: a comparison of drought and post-drought conditions. J. N. Am. Benthol. Soc. 19(2):215–234.

March, J.G., J.P. Benstead, C.M. Pringle & F.N. Scatena. 1998. Migratory drift freshwater shrimps in two tropical streams, Puerto Rico. Freshwater Biology 40:261-273.

Matthaei, C.D., D. Werthmuller & A. Frutiger. 1998. An update on the reliable quantification of stream drift. Archiv. Fur Hydrobiologie 143:1-19.

Matzinger, M.H. & D. Bass. 1995. Downstream drift of aquatic insects in the Blue river of South-Central Oklahoma. Proc. Okla. Acad. 75:13-19.

Merritt R.W. & K.W. Cummins (Eds) 1996. An Introduction to the Aquatic Insects of North America. Kendall/Hunt Publishing Co, Dubuque.

Minshall, G.W. & C.T. Robinson. 1998. Macroinvertebrate community structre in relation to measures of lotic habitat heterogeneity. Archiv. Fur Hydrobiologie 141:129-151.

Muñoz, D. & R. Ospina. 1999. Guía para la identificación genérica de los ephemeroptera de la Sabana de Bogotá, Colombia. Ninfas y algunos géneros de adultos. Actual. Biol 21:47-60

O´Hop, J. & J.B. Wallace. 1983. Invertebrate drift, and sediment relations in a southern Appalachian headwater stream. Hidrobiologia 98:71-84.

Ospina, R., R. Wolfgang & J.L. Ruiz. 1999. Guía para la identificación genérica de larvas de quironomidos (Diptera:Chironomidae) de la Sabana de Bogotá. I Subfamilia orthocladiinae. Págs. 363-383 en G. Amat., M.G. Andrade. & F. Fernandez. Insectos de Colombia. Volumen II. Academia Colombiana de ciencias exactas, físicas y naturales. Bogotá, D.C..

Quiñonez, M.L., J. Ramirez & A. Díaz. 1998. Estructura numérica de macroinvertebrados acuáticos derivadores en la zona de ritral del Río Medellín. Actualidades Biológicas 20(69): 75-86.

Ramírez, A. & C.M. Pringle. 2001. Spatial and temporal patterns of invertebrate drift in streams draining a Neotropical landscape. Freshwater Biology 46:47-62.

Richardson, J.S., R.E. Bilby & C.A. Bondar. 2005. Organic matter dynamics in small streams of the Pacific *Northwest.* Journal of the American Water Resources Association 921-934.

Robinson, C.T., K. Tockner & P. Burgherr. 2002. Seasonal patterns in macroinbertevrate drift and seston transport in streams of an alpine glacial flood plain. Freshwater Biology 47:985-993.

Romero, N., R.E. Gresswell, & J.L. Li. 2005. Changing patters in coastal cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki clarki*) diet and prey in a gradient of deciduous canopies. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 62:1797-1807.

Sagar, P. & G. Glova. 1992. Invertebrate drift in a large braided New Zealand river. Freshwater Biology 27:405–416.

Shannon, J.P., D.W. Blinn, P.L. Benenati & K.P. Wilson. 1996. Organic drift in a regulated desert river. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53:1360-1369.

Shearer, K.A., W.J. Hayes & J.D. Stark. 2002. Temporal and spatial quantification of aquatic invertebrate drift in the Maruia River, South Island, New Zealand. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 36:529-536.

Skiner, W.D. 1985. Night-day drift patterns and the size of larvae of 2 aquatic insects. Hydrobiologia 124:283-286.

Smock, L.A. 1980. Relationships between body size and biomass of aquatic insects. Freshwater Biology 10:375-383.

Smok, L. 1996. Macroinvertebrate movements: Drift, Colonization, and Emengence. En: Hauer, F.R. & G.A. Lamberti. 1996. Methods in stream ecology. Academy Press. 674 pp.

Turcotte P. & Harper P.P. 1982. Drift patterns in a high Andean stream. Hydrobiologia 89:141–151.

Statzner, B., C. Dejoux & J. Elouard. 1984. Field experiments on the relationship between drift streams. Revue D´hydrobiologie Tropicale. 17:319-334.

Tilley, L.J. 1989. Diel drift of Chironomidae larvae in a pristine Idaho (USA) mountain stream. Hidrobiologia 174:133-150.

Vargas, J.P. 2003. Análisis de un bosque altoandino con énfasis en la precipitación del mantillo: quebrada La Vieja, Bogotá Colombia. Tesis en Biología. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C.

Waringer, J.A. 1992. The drifting of invertebrates and particulate organic matter in a Australian mountain brook. Freshwater Biology 27: 367-378.

Waters, T.F. 1972. Standing crop and drift of stream bottom organism. Ecology 42(3):532-537.

Recibido: 11/09/2006
Aceptado: 23/07/2007